

УДК 576.895.42 : 591.4

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ  
СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ  
ЛИЧИНОК КРАСНОТЕЛКОВЫХ КЛЕЩЕЙ (TROMBICULDAE)

А. Б. Шатров

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Комплекс слюнных желез личинок краснотелковых клещей состоит из 4 парных железистых образований, среди которых отчетливо различаются две группы, объединяющие одна — большие и переднемедиальные железы, вторая — дорсолатеральные I и II железы. Все железы по строению простые альвеолярные. Каждая группа желез отличается не только своими гистологическими особенностями, в частности тонким строением, но также функциональной ролью в процессе питания клещей и имеет собственный выводной проток.

Личинки краснотелковых клещей являются временными облигатными паразитами позвоночных животных с длительным сроком (до 18 дней) (Everett, e. a., 1973) питания на прокормителе. В обеспечении жесткой фиксации паразита на теле хозяина и в получении им пищи огромная роль на протяжении всего периода питания принадлежит слюнным железам. Тем не менее данных о гистологических особенностях и функциональных изменениях слюнных желез в процессе питания личинок краснотелок крайне мало. Кроме того, нельзя считать окончательно выясненным вопрос о количестве слюнных желез. Джонс (Jones, 1950) у личинок *Neotrombicula autumnalis* обнаружил всего две пары слюнных желез, большие и малые. В противоположность ему Шрамлова (Schramlova, 1978) описала у личинок *Chelodonta costulata* под разными номерами 7 пар слюнных желез, в том числе длинные тубулярные. Войт (Voigt, 1971) у личинок нескольких видов краснотелок выделяет (также под разными номерами) 6 парных желез, среди них тубулярные и добавочные. Данные работы рассматривают преимущественно микроскопическую анатомию желез и не касаются деталей их гистологического строения.

Слюнные железы взрослых краснотелковых клещей и близких к ним тромбидиид (сем. *Trombidiidae*) изучены несколько лучше, однако также лишь на уровне микроскопической анатомии. В основном описывают 5 парных слюнных желез — вентральные, латеральные, медиальные и дорсальные, а также тубулярные (Березанцев, 1980; Brown, 1952; Mitchell, 1964). Помимо этих желез, Месс (Moss, 1962) описал у взрослых *Allothrombidium lerouxi* небольшие парные гипостомальные и хелицеральные железы.

В связи с большим значением в процессе питания и слабой изученностью слюнных желез личинок краснотелковых клещей выяснение их строения и функциональных особенностей представляется одной из актуальных задач паразитологии.

Настоящая работа является первой попыткой связать данные о тонком строении слюнных желез с данными об их функциональных изменениях в процессе питания на примере двух видов личинок краснотелок.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в Хабаровском крае в 1977 г., в Ленинградской и Псковской областях в 1980—1981 гг. Объектом исследования послужили два вида личинок краснотелковых клещей (сем. *Trombiculidae*) — *Neotrombicula pomeranzevi* (Schluger, 1948) и *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948). Все сборы проводились преимущественно в летне-осенний период (июнь—октябрь).

Изучались личинки, питающиеся на разных стадиях на своих естественных хозяевах — *N. pomeranzevi* на красно-серой полевке (*Clethrionomys rufocanus*) — из Хабаровского края, *H. zachvatkini* на рыжей полевке (*Clethrionomys glareolus*) — из Ленинградской и Псковской областей.

Для гистологического изучения кусочки кожи отловленных грызунов с питающимися личинками фиксировали в спиртовой смеси Буэна и фиксаторе Бродского. Далее осуществлялась проводка через метилбензоатцеллоидин и заливка в парафин. Серии срезов толщиной 5—6 мкм окрашивали азур-эозином или гематоксилином Эрлиха — эозином. В целях гистохимического изучения слюнных желез были поставлены следующие реакции: ШИК-реакция по Мак-Манусу на общие полисахариды, реакции с альциановым синим по Стидмену и основным коричневым на кислые мукополисахариды, реакция с водным и сукровым раствором бромфенолового синего на белки. Кроме того, производилось окрашивание метиловым зеленым с пиронином по Унна для выявления нуклеиновых кислот, а также суданом черным В по Мак-Манусу для выявления липидов.

Поскольку в местах локализации на хозяине (как правило, при умеренном заклещевании — это внутренняя часть ушной раковины) личинки находятся на разных стадиях питания, возникает вопрос о достоверной оценке этих стадий. В ходе многочисленных наблюдений установлено, что удобным морфологическим критерием для различия последовательных стадий питания личинок краснотелок в случае их паразитирования на естественных хозяевах при гистологических исследованиях служат интенсивность заполнения кишечника пищевыми включениями и степень развития стилостома. Так, пустой кишечник с функционально неактивными эпителиальными клетками и отсутствие развитого стилостома свидетельствуют о недавнем прикреплении личинки и еще не начавшемся процессе питания. С другой стороны, объемистый кишечник, заполненный пищевыми включениями, и хорошо развитой стилостом, говорят о том, что клещ завершает питание.

Для электронно-микроскопических исследований использовались собранные в Ленинградской обл. личинки *H. zachvatkini* на средних стадиях питания. Фиксация осуществлялась 2%-ным раствором глютаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере с сахарозой (7.5%) в холодильнике от 1 до 1.5 ч и далее 1%-ным раствором осмия ( $OsO_4$ ) на том же буфере в холодильнике 1 ч. Из-за мелких размеров личинки фиксировались целиком. Для обеспечения проникновения фиксатора задний конец туловища личинок прокалывался. В целях повышения контрастности объекты проводились через насыщенный раствор уранил-ацетата на 70-градусном спирте и через 0.5%-ный раствор фосфорно-вольфрамовой кислоты — на абсолютном спирте. Далее осуществлялась проводка через спирты, ацетоны и заливка в аралдит. Ультратонкие и полуутонкие срезы приготавливались на ультрамикротоме LKB-III. Тонкие срезы просматривались и фотографировались на электронном микроскопе Tesla BS-500.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Слюнные железы личинок краснотелковых клещей расположены за пределами гнатосомы в полости тела, распространяясь от гнатосомы назад до фронтальной стенки кишечника и охватывая сверху и с боков мозг (рис. 1, 2).

Проведенные исследования выявили 6 парных образований, которые описывали как слюнные железы (Voigt, 1971), однако, по нашим данным, только 4 из них являются собственно слюнными железами, тогда как два других так называемые тубулярные и добавочные железы не могут быть отнесены к слюнным железам.

Из-за слабой изученности этого вопроса не существует единой классификации слюнных желез личинок краснотелковых клещей. Мы дали им названия, руководствуясь их взаимным расположением, и лишь в отношении некоторых сохранили наиболее часто встречающиеся наименования. Мы различаем 4 пары слюнных желез — большие, переднemedиальные, дорсолатеральные I и дорсолатеральные II. Вместе с этими железами мы описываем также парные добавочные железы. Строению парных тубулярных желез, осуществляющих функцию водно-солевого обмена, будет посвящено отдельное сообщение.

Все железы по строению простые альвеолярные, имеющие конечный секреторный отдел в виде единичной альвеолы, которая дренируется неразветвленным слюнным протоком (рис. 1; 2; 4, 1—4; см. вкл.). Исключение со-

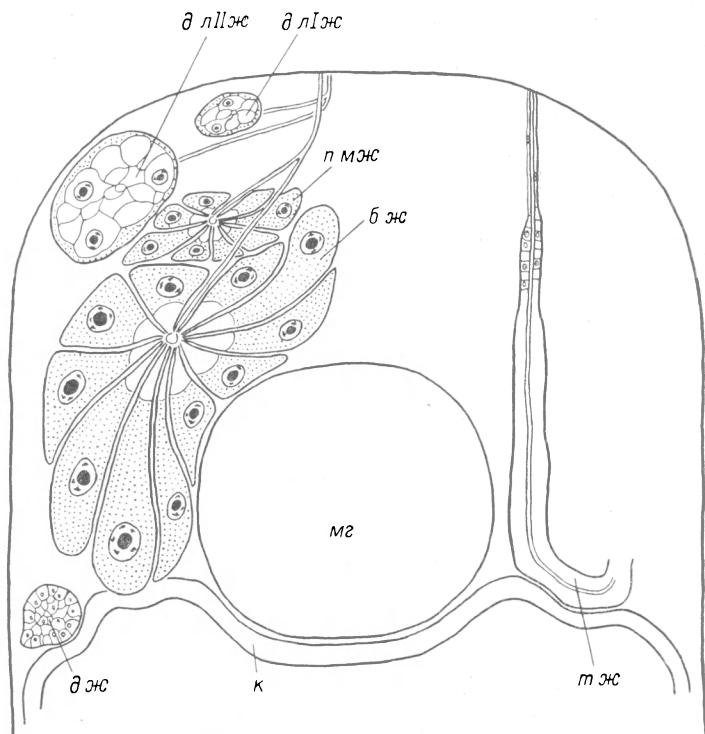


Рис. 1. Схема расположения слюнных желез. *H. zachvatkini*. Вид сверху.

б.жс — большая железа, д.жс — добавочная железа, д.л.жс — дорсолатеральная I железа, д.д.л.жс — дорсолатеральная II железа, к — кишечник, м.г — мозг, п.м.жс — переднemedиальная железа, т.жс — тубулярная железа.

ставляют тубулярные железы, которые, как это видно из их названия, являются простыми трубчатыми, а также добавочные, организованные иначе (см. ниже). Секреторная альвеола каждой железы состоит из небольшого количества однотипных железистых клеток, которые располагаются вокруг, как правило слабо выраженной, центральной полости, откуда берет начало слюнной проток. Железы не имеют камбиальных или малодифференцированных клеточных элементов, за счет которых могла бы пополняться клеточная популяция секреторных альвеол. Альвеолы слюнных желез лишены обкладки из эпителиальных клеток и окружены только базальной мембраной, которая, как это показали электронно-микроскопические исследования, вплотную граничит с окружающими тканями (мышцы, мозг, гиподерма, другие слюнные железы и т. д.). Плотное примыкание к окружающим тканям, очевидно, лишает слюнные железы необходимости в поддерживающем каркасе из эпителиальных клеток. С другой стороны, это обуславливает зависимость формы слюнных желез от расположения окружающих органов, что показано также в отношении тетраподовых клещей (Blauvelt, 1945). Размеры слюнных желез на протяжении питания заметно не изменяются.

Наиболее развитыми у личинок краснотелковых клещей являются парные большие железы, которые у обоих изученных видов сходны по строению. Они массивны, занимают дорсальное положение и ориентированы вдоль главной оси тела, охватывая сверху и отчасти с боков мозг. Можно выделить две лопасти большой железы — меньшую переднюю, идущую приблизительно до уровня задней границы гнатококсы, и заднюю, которая своим каудальным краем расположена сверху над проксимальной частью кишечника (рис. 1, 4). Эти лопасти входят в состав одной чрезвычайно развитой альвеолы. Сверху над мозгом задние лопасти симметричных желез приходят в соприкосновение, оставаясь разделенными лишь базальной мембраной.

Длина большой железы у личинок *H. zachvatkini* в среднем 100 мкм, ширина 57 мкм. У личинок *H. pomeranzevi* большие железы несколько меньше по размерам. Их длина составляет в среднем 66 мкм, ширина 32 мкм.

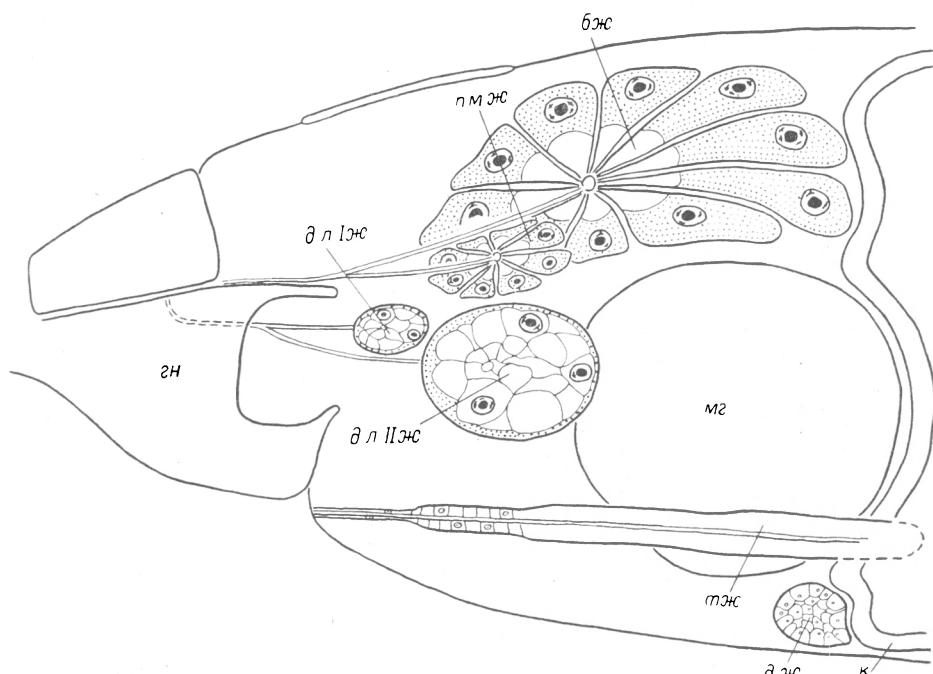


Рис. 2. Схема расположения слюнных желез. *H. zachvatkini*. Вид сбоку.

гн — гнатосома.  
Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Секреторная альвеола большой железы состоит из очень крупных (часто сильно вытянутых) клеток, с крупным округлым или овальным по форме ядром, занимающим преимущественно базальную часть клетки, и округлым ядрышком (рис. 1, 2; 4, 2, 3). Средняя длина клеток составляет у личинок *H. zachvatkini* 44 мкм, у личинок *H. pomeranzevi* 26 мкм. Диаметр ядра и ядрышка у *H. zachvatkini* соответственно 8.8 и 3.9 мкм, у *H. pomeranzevi* 5.9 и 3.2 мкм. Электронно-микроскопические исследования показали, что ядерная оболочка может образовывать небольшие вдавления, в которых могут наблюдаваться митохондрии (рис. 5). Ядрышко почти всегда правильной круглой формы, преимущественно с гранулярной структурой. Помимо ядрышка, в ядрах выявлен хроматин в виде отдельных мелких глыбок, расположенных преимущественно по периферии ядра (рис. 5, 1; см. вкл.).

Цитоплазма клеток на всех стадиях питания (но в особенности на начальных) интенсивно базофильна и на гистологических препаратах имеет вид неправильно переплетающихся тяжей, причем базофилия увеличивается к основанию клетки (рис. 4, 1, 2). Окраска метиловым зеленым с пиронином выявляет высокое содержание РНК в цитоплазме. Наиболее характерной особенностью слюнных желез при изучении их на световом уровне является наличие в центре

железы так называемой светлой области, как правило свободной от каких-либо оформленных структур (рис. 4, 2—3), которую предыдущие исследователи трактовали как слюнной резервуар (Voigt, 1971) или область концентрации секрета (Schramlova, 1978). Тем не менее при гистологических окрасках (азур-эозин, гематоксилин-эозин) апикальные части железистых клеток, которые формируют центральную светлую зону, на протяжении всех стадий питания остаются как бы пустыми. Только на отдельных препаратах в апикальных частях клеток удается обнаружить немногочисленные круглые эозинофильные гранулы. ШИК-реакция и окраска бромфеноловым синим на белки также выявляют иногда в апикальных частях клеток небольшое количество мелкограну-

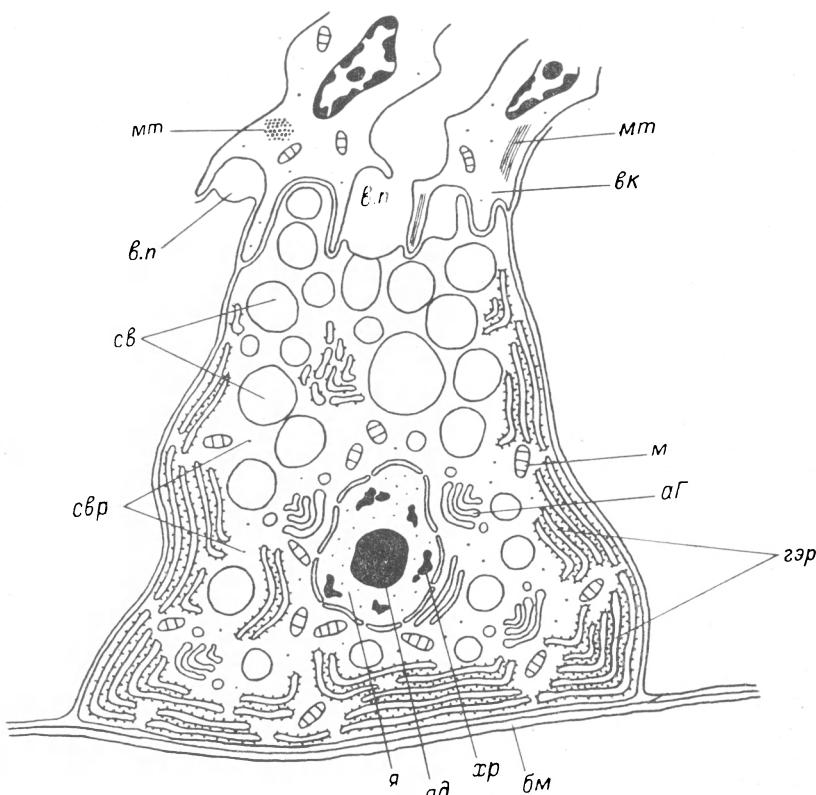


Рис. 3. Схема тонкого строения секреторной клетки большой железы.

*аг* — аппарат Гольджи, *бм* — базальная мембрана, *вк* — вспомогательная клетка, *вп* — внутриальвеолярная полость, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *м* — митохондрии, *мт* — микротрубочки, *св* — секреторные включения, *свр* — свободные рибосомы, *хр* — хроматин, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

лированного или диффузного секрета белково-углеводной природы. Характер выявления секрета не изменяется в зависимости от стадий питания личинки. Реакции на кислые мукополисахариды всегда были отрицательными.

В центре светлой области выявляется берущий там начало круглый в сечении тонкостенный слюнной проток (рис. 1, 2). Его диаметр в основании около 3 мкм. Далее по своему ходу он сужается до 1.3—1.5 мкм.

Электронно-микроскопические исследования позволили выяснить тонкое строение железистой клетки и слюнного протока. Оказалось, что на средних стадиях питания личинок краснотелок базальная и срединная части секреторных клеток больших желез заполнены гранулярным эндоплазматическим ретикулумом, на рибосомах которого синтезируется секрет белковой природы (рис. 3; 5, 3). Наличие многочисленных рибосом, содержащих РНК, в железистых клетках хорошо соответствует интенсивной базофилии и реакции на нуклеиновые кислоты с метиловым зеленым — пиронином, по данным световой микроскопии. В околоядерной зоне присутствуют довольно многочисленные типичные по строению комплексы Гольджи, которые способствуют оформлению

секрета в гранулы (рис. 3; 5, 1). Кроме того, на мембранах комплексов Гольджи происходит, вероятно, дополнительный синтез углеводного секрета и объединение его с основным белковым секретом. Упакованный в гранулы зрелый секрет концентрируется в апикальных частях клеток (рис. 3; 4, 6).

Секреторные гранулы клеток больших желез весьма неоднородны по размерам (от 1 до 7 мкм, в среднем 2.4 мкм в диаметре), как правило, окружной или овальной формы, преимущественно умеренной электронной плотности и заполнены аморфным или реже мелкозернистым матриксом. На начальных стадиях оформления секрета гранулы имеют, по-видимому, мелкозернистое содержимое незначительной электронной плотности и часто слегка складчатую оболочку. По мере созревания секрет, очевидно, уплотняется и становится аморфным. Гранулы одиночные и окружены элементарной мембраной. Иногда можно видеть слияние двух гранул. На полуточных срезах секреторные гранулы окрашиваются толлюидиновым синим умеренно интенсивно. Отсутствие гранул секрета в апикальных частях клеток на гистологических препаратах объясняется, по-видимому, преимущественной экстракцией секрета во время проводки объектов.

Кроме перечисленных структур, в цитоплазме присутствуют довольно многочисленные, умеренного размера митохондрии с градиентом плотности в сторону околоядерной зоны (рис. 5). Митохондрии содержат мелкозернистый матрикс средней электронной плотности и редко расположенные кристы, ориентированные перпендикулярно или под углом к продольной оси митохондрий. Плазматическая мембрана в основании клеток ровная и не дает инвагинаций. Отдельные железистые клетки тесно прилегают друг к другу, часто образуя довольно глубокие обоядные впячивания. На световом уровне клетки хорошо дифференцируются.

Как показали наши исследования, секреторный цикл отдельно взятой клетки и всей железы в целом продолжается на протяжении всего акта питания личинки, а не происходит периодически, как считали ранее (Schramlova, 1978). На начальных стадиях питания цитоплазма железистых клеток наиболее базофильна, что, очевидно, соответствует заполненности клетки плотно упакованными цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума. По мере питания и, следовательно, истощения синтетического аппарата происходит постепенная резорбция эндоплазматической сети. Ближе к концу питания клетки имеют лишь отдельные неупорядоченные фрагменты шероховатого ретикулума и пустой цитоплазматический матрикс (рис. 5, 4). Соответственно этому на световом уровне цитоплазма клеток больших желез почти напитавшихся личинок значительно менее базофильна и более рыхлая, чем в начале питания (рис. 4, 3).

Центральная полость большой железы незначительных размеров ( $7.5 \times 2.2$  мкм) и, очевидно, не предназначена для концентрации или хранения секрета, который по мере высвобождения из клеток постоянно отводится посредством слюнного протока. Центральная полость имеет неправильные очертания, образуя неглубокие боковые лакуны (рис. 4, 6).

Как показали электронно-микроскопические исследования, центральная полость большой железы формируется несколькими вспомогательными, возможно эпителиальной природы, клетками. Ядра этих клеток продолговатой формы, имеют небольшое окружное ядрышко и содержат хроматин в виде отдельных крупных глыбок, примыкающих к ядерной оболочке (рис. 4, 6). Размеры ядер  $1.4 \times 3.3$  мкм. На световом уровне эти клетки выявляются с большим трудом и в работах предшествующих авторов не упоминались. Их цитоплазма, как правило, более электронно плотная, чем у секретирующих клеток. В цитоплазме выявляются отдельные митохондрии, многочисленные свободные рибосомы и рыхло расположенные микротрубочки, служащие, очевидно, опорными структурами. Оформленной эндоплазматической сети нет.

Чрезвычайно характерным для вспомогательных клеток, формирующих центральную полость и окружающих далее слюнной проток по его ходу, является присутствие в их цитоплазме особого рода микротрубочек, упакованных тесными рядами в компактные, иногда довольно значительных размеров, образования (рис. 3; 5, 5). Этих структур относительно немного и расположены они в клетках произвольно. Функция их также, вероятнее всего, опорная.

Вспомогательные клетки интересны также в том отношении, что образуют довольно тонкие и длинные цитоплазматические выросты, окаймляющие боковые лакуны центральной полости и иногда вдающиеся в апикальные части железистых клеток и само пространство центральной полости (рис. 3; 4, 6). Выведение секрета осуществляется в глубине боковых лакун по мерокриновому типу. В этих участках имеется непосредственный контакт апикальной поверхности секреторных клеток с центральной полостью.

Как в центральной полости большой железы, так и в полости протока по его ходу часто можно видеть высвободившийся из клеток секреторный продукт в виде мелкодисперсного, средней электронной плотности, материала (рис. 5, 2).

Полость протока большой железы ограничена двойной мембраной, в формировании которой участвуют вспомогательные клетки. Точное ее происхождение, однако, не совсем ясно. Вероятно, она является продолжением плазматической мембраны одной или нескольких вспомогательных клеток. У проксимального основания протока между апикальными поверхностями вспомогательных клеток и мембраной, ограничивающей проток, формируется небольшая полость, в которую с поверхности вспомогательных клеток вдаются многочисленные микроворсинки типичного строения и более крупные цитоплазматические выросты (рис. 5, 2). Эта полость дает начало чрезвычайно характерной системе неупорядоченных полостей в толстых стенках протока большой железы (рис. 5, 5).

Клапанных структур в основании протока, замыкающих центральную полость, что характерно для иксодовых клещей (Балашов, 1979, и др.), у личинок краснотелок не имеется.

Стенки протока, как правило, выполнены рыхлым мелкозернистым веществом, а снаружи он одет довольно тонкой кутикулярной оболочкой, являющейся производным вспомогательных клеток. Под мембраной, ограничивающей проток, выявляется узкая полоска уплотненного бесструктурного вещества (рис. 5, 5). Иногда можно видеть сомкнутые внутренние стенки протока, замыкающие его просвет (рис. 4, 6).

На гистологических препаратах окружающие проток вспомогательные клетки не обнаруживаются, и проток имеет вид тонкой однородной трубочки со слабоэозинофильными стенками. Полость протока преимущественно у его основания часто расширена и на световом уровне оптически пуста или очень слабоэозинофильна. По выходе из железы проток идет косо вперед и вниз к дистальной части одной из эпистомальных аподем, где принимает в себя проток переднемедиальной железы. В пределах гнатосомы общий проток идет с каждой стороны прямо вперед ниже аподем до атриальной полости, куда и открывается. У личинок *H. zachvatkini* ход протока в связи с иным взаиморасположением желез несколько отличается от того, что мы видим у *N. pomaranzevi*. В частности, в пределах гнатосомы, проток идет не ниже, а сверху по аподеме вплоть до атриальной полости.

Переднемедиальные железы, которые вплотную примыкают спереди к большим железам, значительно меньше последних (см. таблицу) и построены сходно у личинок обоих изученных видов краснотелок, отличаясь лишь относительными

Размеры слюнных желез личинок *H. zachvatkini* (в мкм)

	Длина	Ширина	Высота клеток	Диаметр		
				ядер	ядрышек	гранул
Большая железа	100.75 $\pm$ 10.59	57.24 $\pm$ 13.75	43.77 $\pm$ 12.54	8.8 $\pm$ 0.64	3.92 $\pm$ 0.45	2.4 $\pm$ 1.54
Переднемедиальная железа	42.45 $\pm$ 4.05	24.69 $\pm$ 2.52	18.18 $\pm$ 6.59	4.77 $\pm$ 0.49	2.19 $\pm$ 0.25	1.14 $\pm$ 0.54
Дорсолатеральная II железа	54.35 $\pm$ 10.91	40.29 $\pm$ 4.97	20.83 $\pm$ 6.84	5.67 $\pm$ 0.87	3.41 $\pm$ 0.12	2.2 $\pm$ 1.89
Дорсолатеральная I железа	28.41 $\pm$ 9.98	16.50 $\pm$ 3.46	9.15 $\pm$ 3.16	3.76 $\pm$ 1.45	1.49 $\pm$ 0.62	Не изменился
Добавочная железа	25.75 $\pm$ 5.91	18.15 $\pm$ 6.08	4.15 $\pm$ 0.28	2.66 $\pm$ 0.87	1.02 $\pm$ 0.19	—

размерами. Это небольшие компактные образования, состоящие также из одной альвеолы и не имеющие выраженного деления на лопасти или доли (рис. 1, 2). Построены они из более или менее одинаковых по размерам клеток с базофильной цитоплазмой, у которых апикальная светлая зона выражена слабее, чем у клеток больших желез. Гистологические особенности и тонкое строение переднemedиальных желез чрезвычайно сходны с таковыми больших желез, отличаясь лишь в деталях, так что на световом уровне эти железы часто довольно трудно дифференцировать. Секреторные гранулы у переднemedиальных желез меньше и более однородны по размерам, чем у больших желез (от 0.68 до 1.61 мкм в диаметре, в среднем 1.14 мкм). Кроме того, они отличаются значительно большей электронной плотностью. На полутонких срезах секреторные гранулы интенсивно окрашиваются толлuidиновым синим в сине-черный цвет. Проток переднemedиальной железы по выходе из нее идет с каждой стороны вперед и несколько вниз до уровня эпистомальных аподем, где впадает в проток большой железы.

Таким образом, личинки краснотелковых клещей обладают двумя парами желез, вырабатывающих преимущественно белковый секрет, одна из которых (большие железы) развита чрезвычайно сильно.

В отличие от больших и переднemedиальных желез так называемые дорсолатеральные железы у личинок изученных видов клещей имеют различия в строении и занимают разное относительное положение. Начнем описание с более крупных дорсолатеральных II желез. У личинок *N. pomeranzevi* эти железы расположены латеральнее и несколько выше больших желез, почти вплотную примыкая к стенке тела. Они малы по размерам ( $29.1 \times 8.9$  мкм), имеют веретеновидную форму (рис. 4, 3) и ориентированы вдоль главной оси тела клеща. Их клетки с умеренно базофильной цитоплазмой часто, в особенности ближе к концу питания личинок краснотелок, сильно вакуолизированы так, что остается лишь базофильная каемка по периферии железы. Ядра небольшого размера (2.5 мкм в диаметре), с хорошо выраженным ядрышками, тяготеют к базальным частям клеток. Границы самих клеток часто трудно различимы. Внутриальвеолярная полость выражена слабо и клетки ориентированы вокруг основания протока, который берет начало ближе к терминальному концу железы. Иногда в апикальных частях клеток выявляются эозинофильные гранулы секрета, которые также обнаруживаются при ШИК-реакции. Реакции на кислые муко-полисахариды дают отрицательные результаты. Реакция с бромфеноловым синим на белки не обнаруживает выраженного белкового секрета.

Дорсолатеральные I железы у личинок *N. pomeranzevi* по гистологическим особенностям очень сходны с дорсолатеральными II. Они меньше последних ( $18.2 \times 7.4$  мкм), более компактны и примыкают к дорсолатеральным II железам спереди, ориентируясь по их оси, причем на гистологических препаратах их часто трудно дифференцировать. Выводные протоки дорсолатеральных I и II желез идут сначала индивидуально вперед и вниз вдоль стенки тела к гнатосоме. Дойдя до эпистомальных аподем, они сливаются. Общий проток далее поворачивает вперед и идет сверху по одной из эпистомальных аподем до атриальной полости, куда и открывается.

У личинок *N. zachvatkini* дорсолатеральные II железы крупные и уступают по размерам только большим железам (см. таблицу). Они имеют круглую или овальную форму и расположены латеральнее и несколько вентральнее больших желез (рис. 1, 2). Гомология их с одноименными железами личинок *N. pomeranzevi* устанавливается с трудом. Клетки железы вне зависимости от стадий питания очень сильно вакуолизированы, и границы между ними, как правило, установить невозможно. Обычно наблюдается каемка рыхлого слабобазофильного материала по периферии железы. Большие круглые или овальные по форме ядра с хорошо выраженным ядрышками занимают преимущественно базальные части клеток (рис. 4, 4). Умеренно развитая внутриальвеолярная полость, которая на гистологических препаратах в связи со слабостью окрашивания железы плохо различима, расположена несколько эксцентрично и дает начало довольно широкому в основании слюнному протоку. На световом уровне никаких оформленных секреторных включений обнаружить не удается.

Электронно-микроскопические исследования выявили в клетках железы до-

вольно низкое содержание гранулярного эндоплазматического ретикулума. Кроме того, часто можно видеть отдельные компактные скопления элементов эндоплазматического ретикулума с единичными рибосомами. Сама цитоплазма клеток выглядит электроннопрозрачной (рис. 5; 6). Митохондрий сравнительно немного, часто они крупные, неправильной формы. Строение их в целом аналогично строению митохондрий больших желез. Отдельные железистые клетки тесно граничат друг с другом, часто образуя глубокие взаимные инвагинации, что, по-видимому, обусловливает невозможность дифференцировать клетки на световом уровне. Кроме перечисленных структур, в клетках присутствуют немногочисленные комплексы Гольджи. Тонкое строение внутриальвеолярной полости, формируемой несколькими вспомогательными клетками, а также выводного протока у дорсолатеральных II желез такое же, как и у больших желез.

Секреторные включения распределены в клетках дорсолатеральных II желез неупорядоченно и достаточно редко и представляют собой круглые или овальные по форме, разновеликие и часто очень больших размеров (от 1.1 до 6.9 мкм в диаметре) гранулы с мелкодисперсным, но чаще аморфным, содержимым значительной электронной плотности (рис. 5, 6). На полутонких срезах секреторные гранулы интенсивно окрашиваются толуидиновым синим в фиолетово-черный цвет.

Можно полагать, что, поскольку мембранные цистерны эндоплазматического ретикулума, где синтезируется исходный продукт, содержат незначительное количество рибосом, секрет преимущественно углеводной природы. Не исключена возможность белкового синтеза на рибосомах гранулярного ретикулума.

Создается впечатление, что дорсолатеральные II железы к срединным стадиям питания уже прошли пик своей функциональной активности и освободились от значительной части секреторного продукта. При этом элементы эндоплазматического ретикулума представляют собой остатки заканчивающей синтетическую деятельность и подвергающейся резорбции эндоплазматической сети.

Меньшие по размерам (см. таблицу), также круглые или овальные по форме, дорсолатеральные I железы расположены спереди от дорсолатеральных II, несколько медиальнее (рис. 1, 2). На гистологических препаратах они очень плохо окрашиваются любыми красителями, их часто трудно идентифицировать. Как показали электронно-микроскопические исследования, тонкое строение их идентично строению дорсолатеральных II желез. Протоки дорсолатеральных желез идут с каждой стороны вперед, и, не доходя до гнатосомы, сливаются. В пределах гнатосомы каждый из общих протоков идет под одной из эпистомальных аподем, почти примыкая к боковой стенке основания гнатосомы, до атриальной полости.

Таким образом, у личинок *N. zachvatkini* ход протоков больших и дорсолатеральных желез обратный тому, что мы наблюдаем у *N. pomeranzevi*. Это объясняется, по-видимому, относительно низким уровнем расположения дорсолатеральных желез у личинок *N. zachvatkini*, в то время как у *N. pomeranzevi* эти железы занимают наиболее дорсальное положение.

Так называемые добавочные железы, которые описывают как слюнные (Schramlova, 1978; Voigt, 1971), представляют собой плотные, компактные образования умеренных размеров (см. таблицу), как правило, круглой или несколько неправильной формы, отличающиеся довольно значительной базофилией с некоторой тенденцией к гетерофилии. Мелких размеров клетки, которые часто трудно дифференцировать, имеют преимущественно трапециевидную форму и плотно упакованы в железе без выраженной ориентации или со слабо проявляющейся циркулярной ориентацией (рис. 4, 5). Ни на одном из наших препаратов мы не смогли обнаружить каких-либо следов внутриальвеолярной полости и оформленного выводного протока. Изменений в процессе питания личинок добавочные железы не претерпевают.

Расположены добавочные железы каудальнее, латеральнее и вентральнее всех прочих желез, примыкая к нижнебоковым углам фронтальной стенки кишечника (рис. 1, 2). Функциональное значение и возможная гомология добавочных желез остаются пока не ясными. В силу ряда причин (отсутствие внутриальвеолярной полости и накопления секрета, удаленность от ротового аппарата и т. д.) мы не можем с полным основанием отнести их к слюнным железам. Воз-

можно, это зачатки половой системы, состоящие из недифференцированных клеток. Сходные по строению зачатки найдены Хенкингом (Henking, 1882) у личинок *Trombidium juliginosum*. Тем не менее у имаго одного из видов гидрахnid Мишель (Michael, 1895) описал подобного рода железы без протоков, невыясненной функции. У взрослых краснотелковых клещей структуры подобного типа не описаны (Brown, 1952; Mitchell, 1964).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали проведенные исследования, личинки краснотелковых клещей обладают комплексом из четырех парных слюнных желез, в котором отчетливо выявляются две группы, объединяющие одна — большую и переднемедиальную, другая — дорсолатеральные железы. Каждая группа отличается своей функциональной ролью в процессе питания клещей и имеет собственный слюнной проток.

Существует, однако, мнение что у всех клещей *Parasitengona* слюнные железы ориентированы на общем протоке в одинаковой последовательности, чем достигается смешение ферментов слюны (Mitchell, 1970). На наш взгляд, решать подобные вопросы, по-видимому, целесообразнее, исходя из рассмотрения конкретных примеров. Так, проведенные исследования показали, что у личинок краснотелковых клещей морфологические особенности и расположение слюнных желез иные, чем у представителей близких групп тромбидиформных клещей (Кронеберг, 1878; Bader, 1938; Michael, 1895; Mitchell, 1955; Moss, 1962, и др.) и даже взрослых краснотелок (Brown, 1952; Mitchell, 1964). Кроме того, и у других изученных нами видов в строении слюнных желез наблюдаются определенные различия, чему пока трудно найти удовлетворительное объяснение.

Почти полная невозможность выявления секрета слюнных желез личинок краснотелковых клещей на световом уровне чрезвычайно затрудняет идентификацию его химического состава и почти не позволяет связать эти данные с данными о строении и химическом составе стилостома, формируемого личинками краснотелок во время питания на животных-прокормителях (Шатров, 1980; Hoepli, Schumacher, 1962; Schumacher, Hoepli, 1963, и др.). Однако результаты электронно-микроскопических исследований дают возможность сделать в этом плане некоторые обобщения.

Так, дорсолатеральные железы продуцируют, по-видимому, в основном секрет углеводной природы, который высвобождается из клеток преимущественно на ранних стадиях питания. Секрет этих желез служит, очевидно, главным образом для построения эозинофильного конуса — самой проксимальной части стилостома (Шатров, 1980), а также, возможно, для формирования наружного его слоя, который, как показано, в основном содержит полисахариды (Шатров, 1980; Schumacher, Hoepli, 1963).

Поскольку формирование стилостома в отличие от цементного футляра хелицер иксодовых клещей (Chinery, 1973) происходит на протяжении всего периода питания личинок, то в его построении участвует и секрет больших и переднемедиальных желез. Проходя сквозь формирующуюся трубку стилостома, многокомпонентный, в основном, по-видимому, белковый секрет этих желез частично коагулируется, образуя внутренний слой стилостома, а частично проникает в нижележащие ткани. Это соответствует тому, что внутренний слой стилостома не дает положительную реакцию на полисахариды, но слабо окрашивается бромфеноловым синим на белки (Шатров, 1980).

Как показали наши исследования, в альвеолах слюнных желез личинок краснотелковых клещей не содержатся так называемые интерстициальные клетки, которые в слюнных железах иксодовых клещей несут опорную и разграничительную функцию (Балашов, 1979; Coons, Roshdy, 1973; Roshdy, Coons, 1975), и, возможно, могут дифференцироваться в собственно секреторные клетки (Coons, Roshdy, 1973). Кроме того, эпителиальные клетки гранулосекретирующих альвеол иксодовых клещей способны в процессе питания осуществлять секрецию избытка жидкости, поглощенной клещами при питании (Sauer, 1977; Meredith, Kaufman, 1973). Функция вспомогательных клеток слюнных желез личинок краснотелок, очевидно, иная и заключается главным образом в формировании слюнного протока, в особенности его проксимального отдела.

Как уже упоминалось, заметного увеличения объема слюнных желез в процессе питания у личинок краснотелковых клещей в отличие от иксодовых клещей, у которых отдельные клетки гранулоsekretирующих альвеол вступают в стадию секреции уже после начала питания (Балашов, 1965, 1967; Kirkland, 1971, и др.), не происходит.

Протоки слюнных желез личинок краснотелок лишены спиральной кутикулярной нити, которая наблюдается в стенках протоков слюнных желез иксодовых клещей (Балашов, 1979) и взрослых форм тромбидиформных (Mitchell, 1964; Moss, 1962). Характерно, что самые мелкие альвеолярные протоки у иксодид также лишены спиральной нити (Балашов, 1979; Coons, Roshdy, 1973).

В целом, как мы видим, ряд существенных морфофункциональных особенностей слюнных желез обеспечивает длительный и эффективный процесс питания личинок краснотелковых клещей на животных-прокормителях.

#### Л и т е р а т у р а

Б а л а ш о в Ю. С. Механизм слюноотделения и морфолого-гистохимические особенности слюнных желез иксодовых клещей (Acarina; Ixodoidea). — Энтомол. обозр., 1965, т. 44, № 4, с. 785—802.

Б а л а ш о в Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., 1967. 320 с.

Б а л а ш о в Ю. С. Слюнные железы. — В кн.: Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Л., 1979, с. 28—34.

Б е р е з а н ц е в А. Ю. Анатомия взрослых фаз клещей *Campylothrombium boreale* Berl. и *Echinothrombium spinosum* Can. (Acarina, Trombidiidae). — Вест. ЛГУ, 1980, № 3, с. 14—21.

К р о н е б е р г А. И. О строении *Eylais extendens* (O. F. Muller). С заметками о некоторых родственных формах. — Изв. Имп. о-ва любит. ест., антроп. и этн., 1878, т. 29, вып. 2, с. 1—37.

Ш а т р о в А. Б. Патологогистологические изменения кожи красно-серых полевок при паразитировании личинок краснотелкового клеща *Neotrombicula pomeranzevi* (Trombiculidae). — Паразитология, 1980, т. 14, вып. 3, с. 220—228.

В а д е р C. Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen. — Rev. Suisse Zool., 1938, т. 45, p. 721—806.

Blauvelt W. E. The internal morphology of the common red spider mite (Tetranychus telarius Linn.). — Cornell. Univ. Agr. Exp. Sta., 1945, mem. 270, p. 1—46.

B r o w n J. R. C. The feeding organs of the adult of the common «chigger». — J. Morph., 1952, vol. 91, N 1, p. 15—52.

Chinney W. A. The nature and origin of the «cement» substance at the site of attachment and feeding of adult *Haemaphysalis spinigera* (Ixodidae). — J. Med. Entomol., 1973, vol. 10, N 4, p. 355—362.

Coons L. B., Roshdy M. A. Fine structure of the salivary glands of unfed male *Dermacentor variabilis* (Say) (Ixodidae). — J. Parasitol., 1973, vol. 59, N 5, p. 900—912.

Everett R. E., Price M. A., Kunz S. E. Biology of the chigger *Neoschongastia americana* (Acarina: Trombiculidae). — Ann. Entomol. Soc. Am., 1973, vol. 66, N 2, p. 429—435.

Jones B. M. The penetration of the host tissue by the harvest mite, *Trombicula autumnalis* Shaw. — Parasitology, 1950, vol. 40, N 3, 4, p. 247—260.

Henking H. Beitrag zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombiculum fuliginosum* Herm. — Z. wiss. Zool., 1882, Bd 37, S. 553—663.

Hoeppli R., Schumacher H. H. Histological reactions to trombiculid mites, with special reference to «natural» and «unnatural» hosts. — Z. Tropenmed. Parasitol., 1962, Bd 13, H. 4, S. 419—428.

Kirkland W. L. Ultrastructural changes in the nymphal salivary glands of the rabbit tick *Haemaphysalis leporispalustris* during feeding. — J. Insect Physiol., 1971, vol. 17, N 10, p. 1933—1946.

Meredith J., Kaufman W. R. A proposed site of fluid secretion in the salivary gland of the ixodid tick *Dermacentor andersoni*. — Parasitology, 1973, vol. 67, p. 2, p. 205—217.

Michaels A. D. A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. — Zool. Soc. London. Proc., 1895, p. 174—209.

Mitchell R. D. Anatomy, life history and evolution of the mites parasitizing fresh water mussels. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 1955, N 89. 41 p.

Mitchell R. D. The anatomy of an adult chigger mite *Blankaartia acuscutellaris* (Walch.). — J. Morph., 1964, vol. 114, N 3, p. 373—391.

Mitchell R. D. The evolution of a blind gut in trombiculid mites. — J. nat. Hist., 1970, vol. 4, N 2, p. 221—229.

Moss W. W. Studies on the morphology of the trombidiid mite *Allothrombium lerouxi* Moss (Acari). — Acarologia, 1962, т. 40, Fasc. 3, p. 314—345.

**R o s h d y** M. A., **C o o n s** L. B. The subgenus Persicargas (Ixodoidea: Argasidae: Argas). 23. Fine structure of the salivary glands of unfed *A. (P.) arboreus* Kaiser, Hoogstraal and Kohls. — *J. Parasitol.*, 1975, vol. 61, N 4, p. 743—752.

**S a u e r** J. R. Acarine salivary glands — physiological relationships. — *J. Med. Entomol.*, 1977, vol. 14, N 4, p. 1—9.

**S c h r a m l o v a** J. Microscopical anatomy of larva of *Cheladonta costulata* (Acarina: Trombiculidae). I. Glands. — *Folia parasitol.*, 1978, vol. 25, N 1, p. 61—65.

**S c h u m a c h e r** H. H., **H o e p p l i** R. Histochemical reactions to *Trombiculid* mites, with special reference to the structure and function of the «stilostome». — *Z. Tropenmed. Parasitol.*, 1963, Bd 14, H. 2, S. 192—208.

**V o i g t** B. Anatomie und Histologie der Drüsen bei *Trombiculiden*—Milbenlarven. — *Zool. Anz.*, 1971, Bd 186, H. 5/6, S. 403—417.

---

STRUCTURE AND FUNCTIONAL PECULIARITIES OF SALIVARY  
GLANDS OF LARVAE OF TROMBICULID MITES (TROMBICULIDAE)

A. B. Shatrov

S U M M A R Y

Larvae of trombiculids have four pairs of salivary glands as follows: large, antero-medial, dorso-lateral I and dorso-lateral II. In their structure all glands are simple alveolar and are drained by unbranched salivary ducts. Most developed are large glands. Their cells are characterized by intensive basophilic and have a pronounced granular endoplasmic reticulum. Apical parts of cells are filled with secretory inclusions which are primarily albuminous in their nature. Intra-alveolar cavity of the large gland is formed by several accessory cells. Secretory cycle of large glands lasts during the whole larval feeding. Antero-medial glands are smaller in size and are formed like large ones. Cytoplasm of cells of dorso-lateral glands is highly vacuolized. By middle stages of larval feeding in cells of these glands can be seen some secretory inclusions and disordered fragments of endoplasmic reticulum. The secretion of dorso-lateral glands is assumed to be primarily carbohydrate in its nature and their secretory cycle ends at early stages of larval feeding.

---

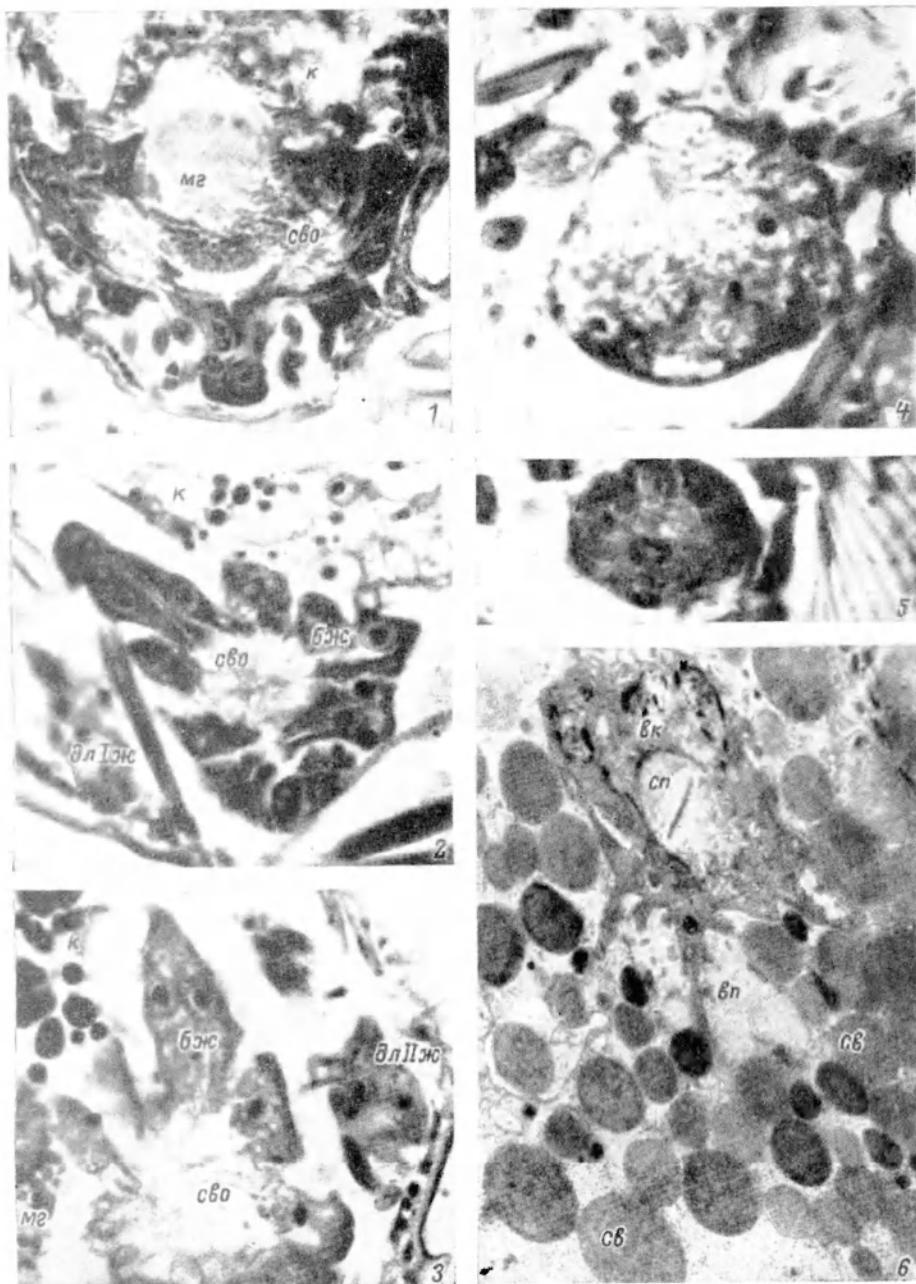


Рис. 4. Слюнные железы личинок краснотелковых клещей *N. pomeranzevi* (1—3, 5), *H. zatvartkini* (4, 6).

1 — общий вид больших желез в начале питания, косой срез,  $\times 154$ ; 2 — большая и дорсолатеральная II железы,  $\times 238$ ; 3 — большая и дорсолатеральная II железы в конце питания,  $\times 238$ ; 4 — дорсолатеральная II железа,  $\times 238$ ; 5 — добавочная железа,  $\times 346$ ; 6 — тонкое строение центральной части большой железы,  $\times 3000$ . *cbo* — светлая область, *sp* — слюнной проток. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—3.

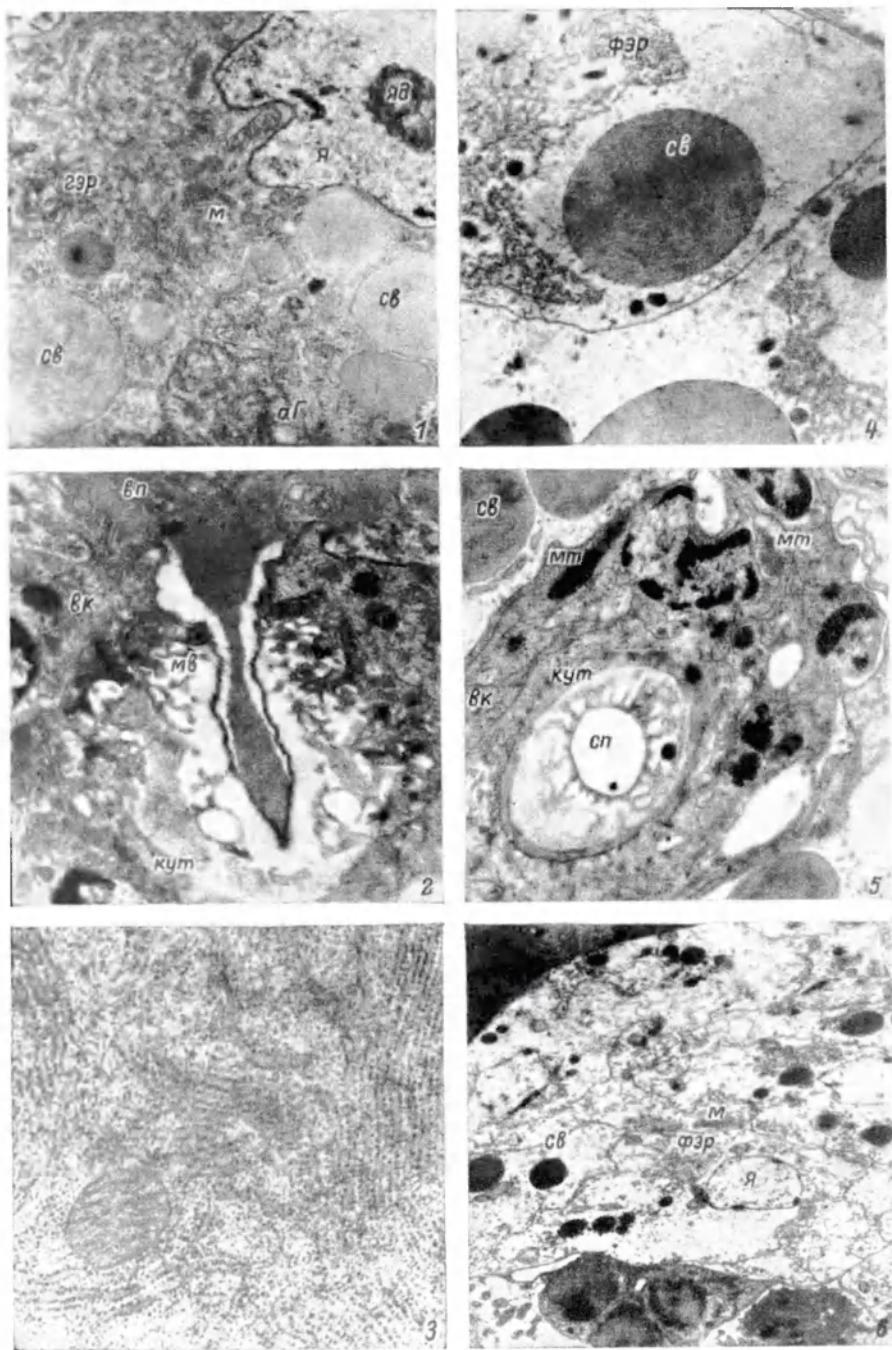


Рис. 5. Тонкое строение слюнных желез личинок *H. zachvatkini*.

1 — околоядерная зона клетки большой железы,  $\times 7000$ ; 2 — внутриалвеолярная полость и начало выводного протока большой железы,  $\times 9000$ ; 3 — цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума в базальной части клетки большой железы,  $\times 16\,000$ ; 4 — участок большой железы ближе к концу питания,  $\times 5000$ ; 5 — проток большой железы,  $\times 5000$ ; 6 — участок дорсолатеральной II железы ближе к концу питания,  $\times 3000$ . *кут* — кутикула, *фэр* — фрагменты эндоплазматического ретикулума.  
Остальные обозначения те же, что рис. 3 и 4.